©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at

Nachr. ent. Ver. Apollo, Frankfurt, N. F., Bd. 8, Heft 2: 47–59 – November 1987
ISSN 0723–9912

Artliche Differenzierung imaginaler und präimaginaler Merkmale in der Gattung *Strabena* MABILLE (Lep.: Satyrinae, Ypthimini)[1)]

von

PETER H. ROOS

Aspects of the morphological differentiation of imaginal and preimaginal characters within the genus *Strabena* MABILLE (Lep.: Satyrinae, Ypthimini)

Abstract: Only little is known about the morphology and the preimaginal instars of the Madagassian genus *Strabena* MABILLE. In the present paper the male genitalia and androconia of some species of the genus are described and figured. Analysis of some characters of the wing pattern in the species *Strabena triophthalma* (MABILLE) and *S. mandraka* PAULIAN demonstrated complete dissimilarity in details, interpreted here as complete reproductive isolation between these superficially quite similar species. Examination of the immature stages of three species of *Strabena* (*triophthalma, mandraka,* and *tamatavae* BOISDUVAL) shows that, in contrast to the related genus *Ypthima* HÜBNER, these species are morphologically well differenciated in this respect. This comes especially true for the structure and shape of the chrysalis. Considering the geographic distribution of *Strabena* and *Ypthima*, it is discussed that evolution has acted quite different on these two closely allied, species-rich genera.

Einleitung

Die Arten der in Madagaskar endemischen Gattung *Strabena* MABILLE zeigen im äußeren Erscheinungsbild der Imagines eine nur geringe interspezifische Differenzierung. Immerhin sind aber aufgrund der Flügelzeichnung ca. 40 Arten beschrieben worden (siehe D'ABRERA 1980). Weitergehende morphologische Analysen liegen – abgesehen von einigen dürftigen Angaben bei OBERTHÜR

---

1): Veröffentlichung Nr. 4 aus dem Institut zur Erforschung und Erhaltung der Schmetterlinge (IEES) e.V., Bochum.

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at

(1916) und PAULIAN (1951) – bisher nicht vor, so daß eine fundierte taxonomische Beurteilung der beschriebenen „Formen" noch aussteht. Zunächst muß untersucht werden, inwieweit die äußeren Unterscheidungsmerkmale der Imagines mit morphologischen Charakteristika korreliert sind (Morphospezies-Konzept). Wünschenswert ist auch die Berücksichtigung präimaginalmorphologischer Merkmale für die taxonomische Einstufung. Über die Entwicklungsstadien der *Strabena*-Arten gibt es in der Literatur allerdings bisher keine Angaben. Die zu lückenhaften Kenntnisse über Biologie und Verbreitung der einzelnen Arten lassen bisher keine Bewertung der beschriebenen Taxa nach einem biologischen Artkonzept (MAYR 1957 a, b) zu.

In der vorliegenden Arbeit soll die interspezifische Variabilität der ♂-Genitalorgane und der Androkonienschuppen sowie die erstaunlich hohe Differenzierung präimaginaler Merkmale an Hand einiger ausgewählter Arten der Gattung *Strabena* verdeutlich werden.

Zuchtmaterial

Die Präimaginalstadien von 3 *Strabena*-Arten wurden untersucht. Funddaten der zur Eiablage benötigten ♀♀:

1. *Strabena tamatavae* BOISDUVAL (Zucht 85/2): Ambohidratrimo, Umg. Antananarivo, Madagaskar, 1.V.1985, P. ROOS leg.
2. *Strabena triophthalma* MABILLE (Zucht 85/3): Mandraka, Umg. Manjakandriana, Madagaskar, 4.V.1985, P. ROOS leg.
3. *Strabena mandraka* PAULIAN (Zucht 85/4): wie unter 2., aber 5.V 1985

Die Zuchten erfolgten in Plastikdosen mit geschnittenem Gras als Futter.

Ergebnisse

♂-Genitalmorphologie

Die morphologische Differenzierung der ♂-Genitalorgane beschränkt sich hauptsächlich auf die Valvenstrukturen (Abb. 1–5). Der Dorsalrand der Valven kann im apikalen Bereich mit dornartigen Strukturen versehen sein (Abb. 1), die sich in Richtung Valvenbasis verschieden weit ausdehnen können (Abb. 2, 5). Bei *Strabena ibitina* WARD tritt ein dorsaler Valvenfortsatz auf (Abb. 3), ein Merkmal, das innerhalb der Gattung als Apomorphie zu bewerten ist. Die äußerlich sehr ähnlichen Arten *S. triophthalma* MABILLE (Abb. 6–9) und *S. mandraka* PAULIAN (Abb. 10–13) lassen sich genitaliter sehr gut unterscheiden. *S. triophthalma* besitzt im Gegensatz zu allen anderen hier behandelten Arten eine nur wenig ausgezogene Valvenspitze (Abb. 1). Als Besonderheit von *S. mandraka* sind die ventralen Auslappungen an der Uncusbasis anzusehen (Abb. 4).

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at

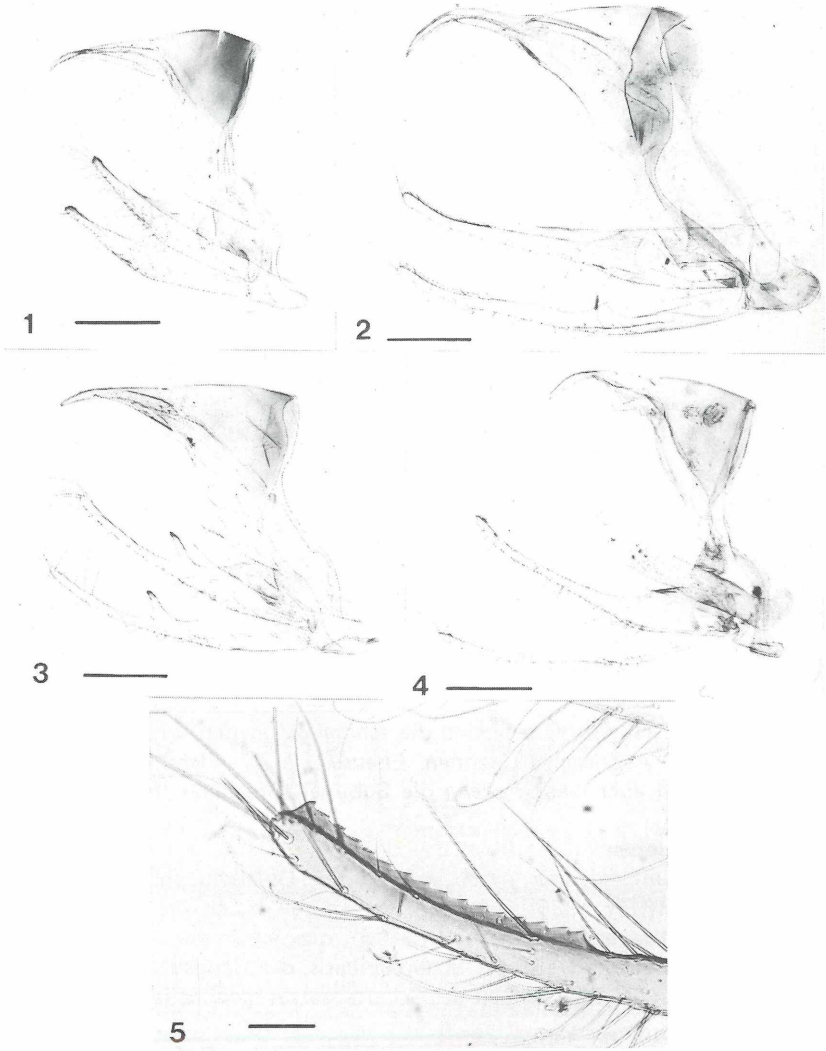
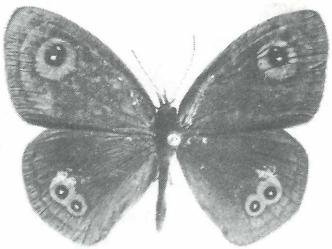
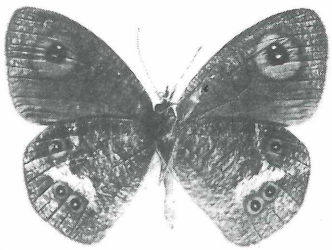


Abb. 1–5: ♂-Genitalstrukturen von *Strabena*-Arten: **1**: *S. triophthalma* (Marozevo, Mandraka). **2**: *S. tamatavae* (Ambohidratrimo, Antananarivo). **3**: *S. ibitina* (Marozevo, Mandraka). **4**: *S. mandraka* (Marozevo, Mandraka). **5**: Valvenspitze von *S. triophthalma* (wie 1). Balkenlänge, 1–4: 0,5 mm; 5: 0,1 mm.

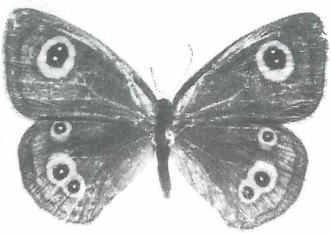
©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at



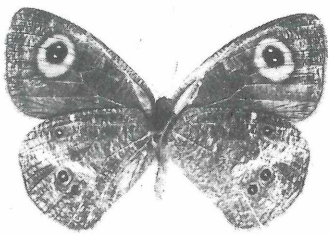
6



7



8



9

Abb. 6–9: *S. triophthalma* (Marozevo, Mandraka); **6:** ♂ Oberseite; **7:** ♂ Unterseite; **8:** ♀ Oberseite; **9:** ♀ Unterseite. Spannweite: ♂ 32 mm, ♀ 35,5 mm.

Als mögliche Gattungsmerkmale sind die schmal geformten Valven und die annähernd geraden Aedoeagi zu nennen. Ebenso wie in anderen Gattungen der Ypthimini fehlen auch bei *Strabena* die Subunci (Brachiae) (MILLER 1968).

Androkonienschuppen

Bei den bisher untersuchten Arten wurden nur Duftschuppen vom neomorphen Typ (WARREN 1936) gefunden. Strukturell lassen sich spezies-spezifische Charakteristika erkennen (Abb. 16–20), die sich in der Absolutlänge der Schuppen, der relativen Breite der Schuppenbasis, der Randstruktur des Schuppenkörpers und in der Deutlichkeit des Schaftansatzes manifestieren.

Strabena rakoto WARD besitzt vergleichsweise kurze Duftschuppen, deren Schaft sehr deutlich vom Schuppenkörper abgesetzt erscheint (Abb. 16), während *S. ibitina* WARD relativ lange Duftschuppen aufweist, bei denen der Schuppenkörper kontinuierlich in den Schaft übergeht (Abb. 17). Die Schuppen der äußerlich ähnlichen Arten *S. mandraka* und *S. triophthalma* sind gut unterscheidbar: Ein gewellter Rand im apikalen Teil des Schuppenkörpers ist typisch für *S. mandraka* (Abb. 18).

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at

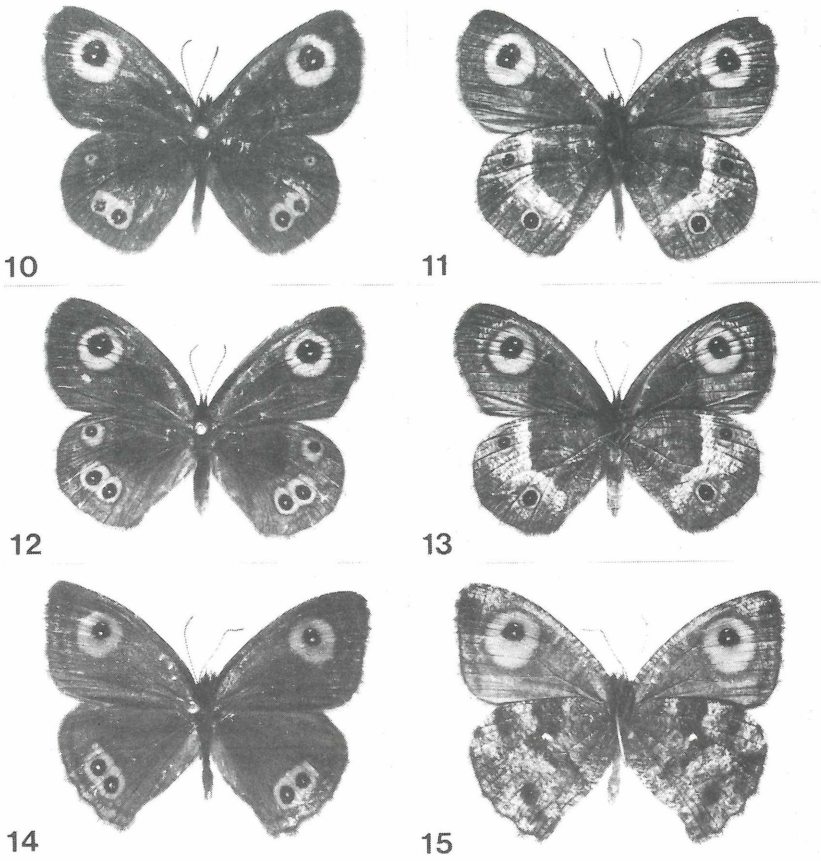


Abb. 10–13: *S. mandraka* (Marozevo, Mandraka); **10:** ♂ Oberseite; **11:** ♂ Unterseite; **12:** ♀ Oberseite; **13:** ♀ Unterseite. Spannweite: ♂ 29 mm, ♀ 32 mm.
Abb. 14–15: *S. tamatavae* (Moramanga); **14:** ♂ Oberseite; **15:** ♂ Unterseite. Spannweite: 31 mm.

Fühler- und Beinstrukturen wurden ebenfalls untersucht, sind aber für die Thematik dieser Arbeit nicht relevant. Sie sollen später im Zusammenhang mit phylogenetischen Fragestellungen höherer Taxa (Unterfamilie, Tribus) dargestellt und diskutiert werden.

Zeichnungsmerkmale der Imagines

Die beiden sehr ähnlichen Arten *S. mandraka* und *S. triophthalma* kommen syntop und synchron z. B. in der Umgebung von Marozevo (Mandraka) vor.

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at

Die Analyse der Flügelzeichnungen ergibt, daß beide Arten spezifische Merkmalskombinationen besitzen (komplexmorphologischer Unterschied, LORKOVIC 1953), d. h. eine Reihe von Merkmalen tritt jeweils *nur* bei Individuen – und zwar bei allen – *einer* Art auf. Individuen mit gemischten Merkmalen fehlen komplett, so daß hieraus auf eine reproduktive Isolierung geschlossen werden kann. Die Merkmale sind in den Tabellen 1 und 2 aufgeführt.

Ozellierung des Hinterflügels: Ein konstantes Unterscheidungsmerkmal der ♂♂ von *S. mandraka* und *S. triophthalma* ist die Ozellenzahl auf der Hinterflügelunterseite. Während *S. mandraka* je 1 Ozelle in Rs und Cu1 trägt, bildet *S. triophthalma* eine weitere in M3 aus. Untersucht wurden 25 ♂♂ von *S. mandraka* und 21 ♂♂ von *S. triophthalma* inklusive der durch Zuchten erhaltenen Exemplare.

Anders verhält es sich mit der Ozellenbildung auf der Hinterflügeloberseite. Hier zeigen alle ♂♂ von *S. mandraka* 3 Ozellen, während 85 % der ♂♂ von *S. triophthalma* nur 2 Ozellen (M3, Cu1) besitzen. Dieses Merkmal läßt sich nicht für die Argumentation verwenden.

Tabelle 1: Flügelzeichnungsmerkmale von *S. mandraka* und *S. triophthalma*. (*) Zur Beschreibung der Zeichungselemente siehe SCHWANWITSCH (1935).

	S. mandraka	*S. triophthalma*
Ozelleneinfassung Flügeloberseite	♂ + ♀ gelbbraun	♂ + ♀ rotbraun
2. Externa(*) Flügeloberseite	♂ abwesend ♀ schwach	♂ deutlich ♀ deutlich
weißes Band der Hinterflügel-Unterseite	verläuft hauptsächlich basal von den Ozellen (Abb. 10–13)	deutlich y-förmig (Abb. 6–9)

Tabelle 2: Hinterflügelozellierung bei den ♂♂ von *S. mandraka* und *S. triophthalma* in den Zellen Rs, M3 und Cu1. Angegeben ist der prozentuale Anteil von Individuen, die eine entsprechende Ozelle tragen.

	S. mandraka			*S. triophthalma*		
	Rs	M3	Cu1	Rs	M3	Cu1
Unterseite	100 %	0 %	100 %	100 %	100 %	100 %
Oberseite	100 %	100 %	100 %	15%	100 %	100 %

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at

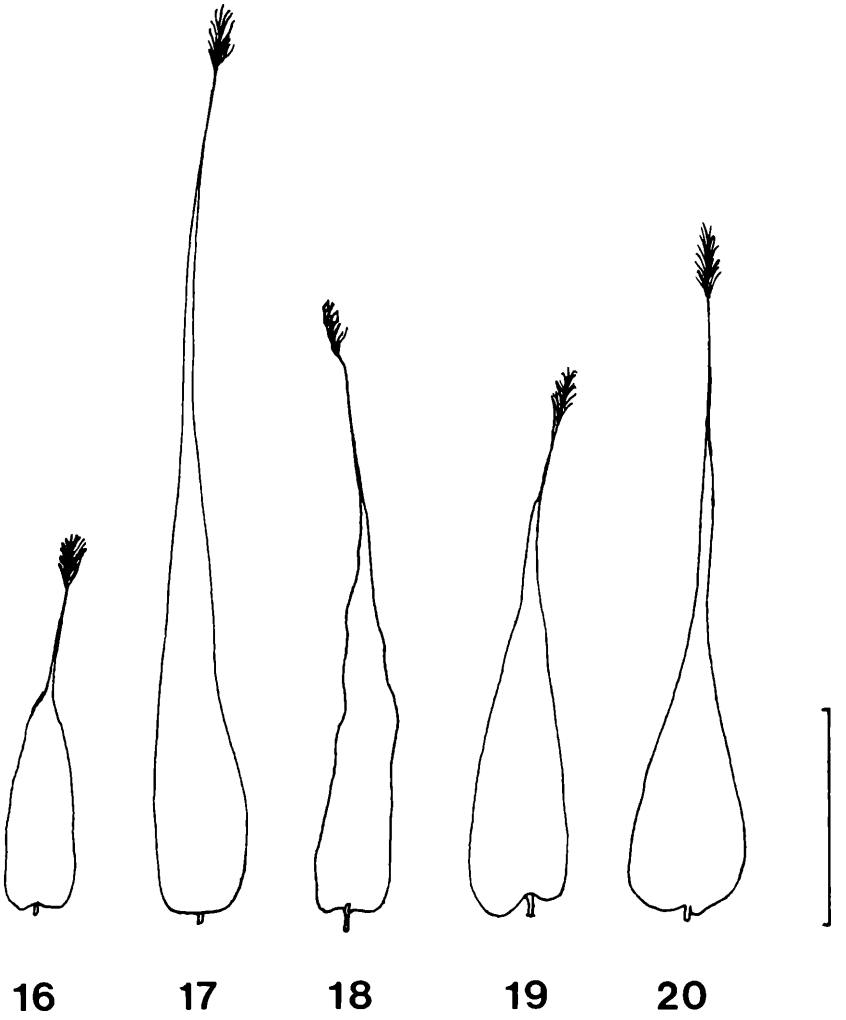


Abb. 16–20: Androkonienschuppen von **16**: *S. rakoto;* **17**: *S. ibitina;* **18**: *S. mandraka;* **19**: *S. triophthalma;* **20**: *S. tamatavae.* Balkenlänge: 100 Mikrometer.

Ozellierung der ♀♀: Im Gegensatz zu den ♂♂ zeigen die ♀♀ von *S. triophthalma* zu 100 % 3 Ozellen auf der Hinterflügeloberseite. Die ♀♀ von *S. mandraka* neigen zur Ausbildung zusätzlicher Ozellen in M1 und M2 der Hinterflügeloberseite; unterseits können kleine Ozellen in M3 und auch M1 auftreten.

Im Biotop bei Marozevo konnte ich neben *S. mandraka* und *S. triophthalma* noch 5 weitere *Strabena*-Arten feststellen: *S. ibitina* WARD und *S. batesii*

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at

FELDER & FELDER zeigen auf der Hinterflügelunterseite ausgedehnte weiße Zeichnungen, während *S. vinsoni* GUENEE eine bräunliche, schwach marmorierte Unterseite mit nur angedeuteten Zeichnungen aufweist. Abweichend von den übrigen bisher erwähnten Arten stellt sich die Zeichnung der Hinterflügelunterseite von *S. tamatavae* BOISDUVAL dar (Abb. 15). Andeutungsweise lassen sich verwaschene Ozellen in Rs und Cu1 erkennen. Die gesamte Fläche ist bräunlich marmoriert, aber nicht in Form der sonst üblichen Strichelung, sondern fleckiger. Am äußeren Ende der Diskoidalzelle findet sich ein charakteristischer gelblich-weißer Fleck. Die fünfte Art – *S. rakoto* WARD – zeichnet sich durch Reduktion der Zeichnungselemente aus. Ober- und Unterseite aller Flügel sind mehr oder weniger gleichmäßig braun gefärbt. Die Vorderflügel zeigen die typische Doppelozelle. Auf der Hinterflügeloberseite befindet sich je eine kleine Ozelle in M3 und Cu1, während auf der Unterseite nur ein Ozellus in Cu1 ausgeprägt ist.

Präimaginale Merkmale

Wie schon in der Einleitung erwähnt, liegen meines Wissens noch keine Literaturdaten zu diesem Punkt vor. Im Rahmen der vorliegenden Arbeit sollen die Präimaginalstadien von 3 *Strabena*-Arten vergleichend gegenübergestellt werden, wobei das Gewicht auf artabgrenzende Unterscheidungsmerkmale gelegt werden soll. Eine ausführliche Arbeit über die Präimaginalstadien von *S. tamatavae* befindet sich im Druck (ROOS, im Druck).

Die Eier der untersuchten *Strabena*-Arten (siehe unter Zuchtmaterial) sind strukturell nicht unterscheidbar, wohl aber farblich (Tab. 3). Das gleiche gilt in etwa auch für die L1-Raupen; die farbliche Differenzierung zwischen den 3 untersuchten Arten ist aber sehr markant. So besitzt *S. tamatavae* (Abb. 21)

Tabelle 3: Gegenüberstellung präimaginaler Merkmale von drei *Strabena*-Arten.

	S. tamatavae	*S. triophthalma*	*S. mandraka*
L1-Kopfkapsel	glänzend schwarzbraun mit Fortsätzen	glänzend beigebraun mit Fortsätzen	nicht glänzend dunkelbeige ohne Fortsätze
L1-Körper	hellbeige, mit roten scharf begrenzten Linien	beige, mit rotbraunen Linien	hellbeige, mit hellbraunen Linien
Eier	elfenbeinfarben	hellgrün	türkisfarben
Puppe	mit lang ausgezogener Kopfspitze	mit zweispitzigem Kopf	leicht angedeutete Zweispitzigkeit des Kopfes

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at

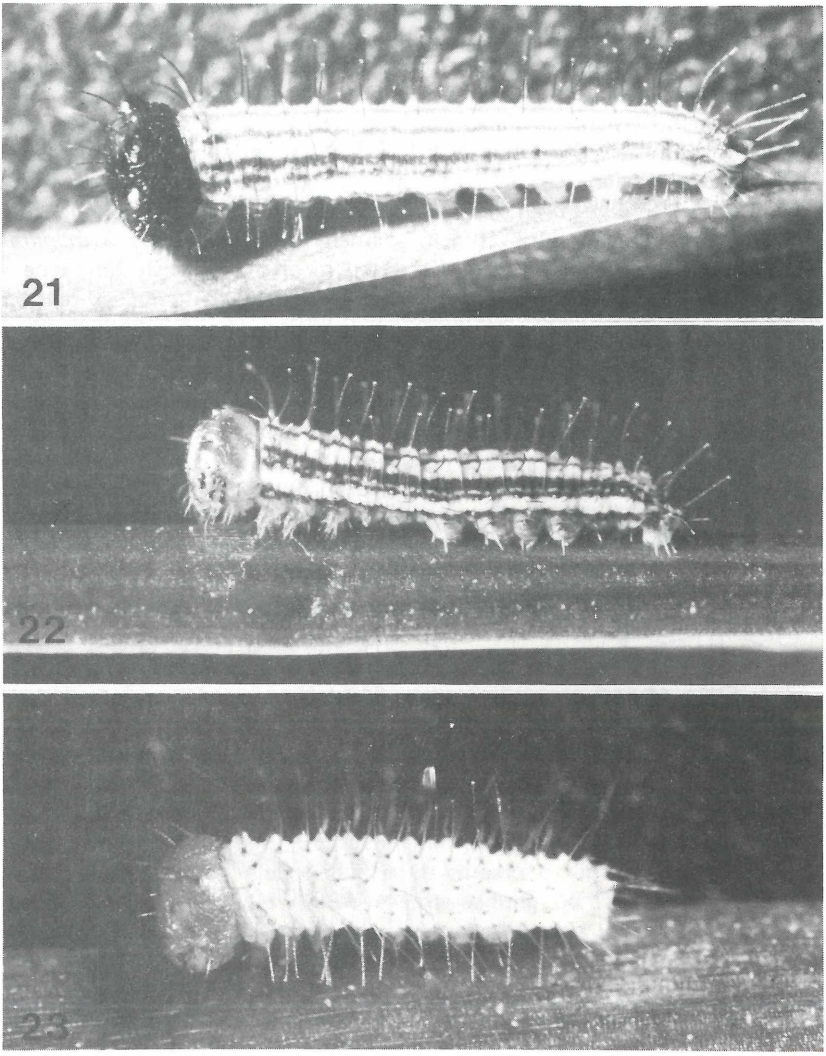


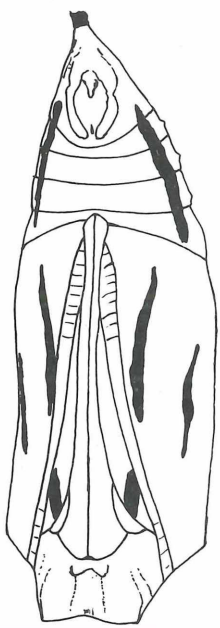
Abb. 21–23: L1-Stadien von **21**: *S. tamatavae;* **22**: *S. triophthalma;* **23**: *S. mandraka.*

im Gegensatz zu *S. mandraka* und *S. triophthalma* eine schwarze Kopfkapsel, der Körper zeigt eine rotbraune Längsstreifung. Während letztere bei *S. triophthalma* durch eine leuchtende Rotfärbung besonders hervortritt, ist sie bei *S. mandraka* nur äußerst schwach angedeutet (Abb. 22–23); die Raupe erscheint

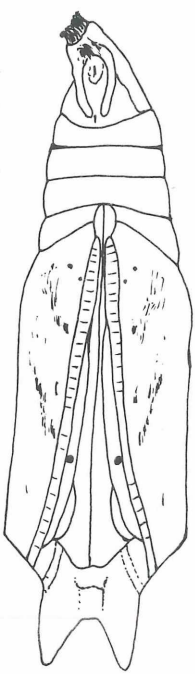
©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at

fast zeichnungslos. Der L1-Kopfkapsel von *S. mandraka* fehlen die beiden sonst bei den Ypthimini üblichen, halbkugeligen Fortsätze auf der Oberseite. Auch in den späteren Larvalstadien entwickeln sich keine Kopfhörner.

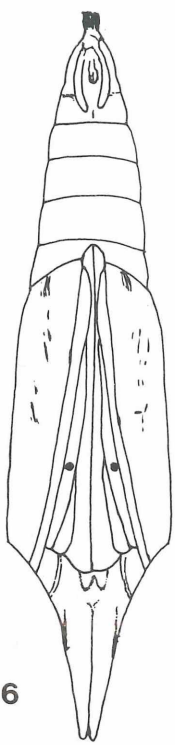
Außergewöhnlich strukturell differenziert sind die Puppen der 3 untersuchten Arten. Sie unterscheiden sich hauptsächlich in der Gestaltung der Kopfregion, dann aber auch hinsichtlich ihres Längen-Breiten-Verhältnisses und schließlich im Zeichnungsmuster. Die Form der 3 Puppen ist in Abb. 24–26 dargestellt, so daß sich eine ausführliche Beschreibung erübrigt. Die Farbgebung der Puppen ist hellgelb bei *S. tamatavae*, grün mit schwach bräunlichen Zeichnungen bei *S. triophthalma* und grün mit kräftigem braunen Streifenmuster bei *S. mandraka*. Die Struktur der Kopfregion zeigt für Arten innerhalb einer Gattung eine vergleichsweise außergewöhnlich hohe interspezifische Differenzierung. Bei *S. mandraka* ist eine leichte Zweispitzigkeit des Kopfes angedeutet, die bei *S. triophthalma* sehr deutlich ausgeprägt ist. Die einspitzige Kopfform bei



24



25



26

Abb. 24–26: Puppen (ventral) von **24**: *S. mandraka* (l = 11 mm); **25**: *S. triophthalma* (l = 14 mm); **26**: *S. tamatavae* (l = 20 mm).

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at

S. tamatavae kann man sich durch Verlängerung und Verschmelzung zweier Kopfspitzen entstanden denken.

Diskussion

Für sich betrachtet bietet die Gattung *Strabena* schon eine ganze Reihe bemerkenswerter Eigenheiten. Noch interessanter aber ist eine vergleichende Betrachtung mit der verwandten Gattung *Ypthima* HÜBNER unter verschiedenen Blickwinkeln.

Die Analyse präimaginaler Merkmale der Gattung *Strabena* hat im wesentlichen 2 Ergebnisse gebracht: (1) Die Präimaginalmorphologie bestätigt die imaginalmorphologisch begründete Zuordnung von *Strabena* zu den Ypthimini (siehe hierzu: MILLER 1968; ROOS im Druck). (2) Präimaginalmorphologisch lassen sich die hier untersuchten *Strabena*-Arten im Gegensatz zu den *Ypthima*-Arten leicht unterscheiden. So sind bisher beispielsweise keine artlichen Unterscheidungskriterien für die *Ypthima*-Larvalstadien bekannt (GREEN, 1910; HESSELBARTH, 1983; JOHNSTON & JOHNSTON, 1980; MARTIN, 1895; PIEPERS & SNELLEN, 1913; ROOS, 1986). Gleiches gilt für die Puppen, die bei *Strabena* enorm differenziert sind. Im folgenden sollen die auf imaginaler und präimaginaler Ebene beschriebenen morphologischen Differenzierungen vor dem Hintergrund der Evolution und Artbildung diskutiert werden.

Das Verbreitungsgebiet der Gattung *Ypthima* mit ihren ca. 100 Arten reicht von der afrotropischen über die südpaläarktische und orientalische bis in die australische Faunenregion, während *Strabena* mit ca. 40 Arten das vergleichsweise kleine Madagaskar (587 000 km^2) endemisch bewohnt. Dementsprechend ist *Ypthima* einem viel größeren Spektrum klimatischer und geographischer Faktoren ausgesetzt als *Strabena*, so daß sich die einzelnen *Ypthima*-Arten verschiedensten ökologischen Gegebenheiten physiologisch anpassen mußten. Dies gilt natürlich auch — aber stark eingeschränkt — für die Gattung *Strabena*. Interessanterweise hat die evolutive Entwicklung bei *Ypthima* präimaginalmophologisch fast keine Auswirkungen gezeigt. Anders verhält es sich bei den *Strabena*-Arten: Hier zeigt sich eine artliche Vielfalt präimaginaler Merkmale. Hinzu kommt die deutliche Differenzierung der ♂-Genitalstruktur. Syntop und synchron vorkommende *Strabena*-Arten zeigen neben den Unterschieden in Genitalstruktur, Androkonienform und präimaginalen Merkmalen auch deutliche Diskontinuität im Flügelzeichnungsmuster. So lassen die dargestellten Unterschiede zwischen *S. mandraka* und *S. triophthalma* auf reproduktive Isolationsmechanismen zwischen beiden Taxa schließen.

Schwer vorstellbar in diesem Zusammenhang ist die Ausbildung einer so artenreichen Gattung auf so beschränktem Raum. Kommt hier geographische Isolierung als Voraussetzung für eine genetische Differenzierung zur Art in

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at

Frage? Oder sind alternative Mechanismen einer sympatrischen Speziation zu fordern (siehe HENNIG 1982, p. 57; LEWONTIN 1978; MAYR 1982, p. 454; ZWÖLFER & BUSH 1984)? Sicherlich ist zur Beantwortung dieser Frage das rezente Verbreitungsbild aller *Strabena*-Arten von Bedeutung, wenngleich man hieraus auch nicht auf die Bildungszentren oder ursprünglichen Areale der Arten schließen kann (vgl. ILLIES 1971, pp. 38–40).

Bedeutsam scheint mir die Tatsache, daß gleichzeitig in ein und demselben Biotop viele *Strabena*-Arten vorkommen können, ähnlich wie es auch für die Gattung *Erebia* (Satyridae) in den Hochgebirgen Europas oder für die Gattung *Colotis* (Pieridae) in afrikanischen Buschsavannen gilt. Für die Gattung *Ypthima* konnte ich solche Artenhäufungen in asiatischen und afrikanischen Biotopen bisher nicht feststellen. Sicherlich ist, wie CAIN (1969) behauptet, das Nebeneinander vieler, ökologisch ähnliche Nischen bewohnender Arten einer Gattung möglich; der Tatbestand erklärt aber nicht den Bildungsweg dieses Artengefüges.

Fazit aus diesen zoogeographischen Erwägungen im Zusammenhang mit den morphologischen Untersuchungen ist, daß auf die *Strabena*-Arten einerseits und die *Ypthima*-Arten andererseits eine in unterschiedliche Richtungen gehende Selektion ausgeübt wurde. Es geht sicherlich zu weit, aus den vorliegenden Daten auf eine mehr physiologisch orientierte Evolution der *Ypthima*-Arten bzw. auf eine vorwiegend imaginal-/präimaginalmorphologisch orientierte Evolution der *Strabena*-Arten zu schließen. Der Gedanke kann aber als Arbeitshypothese dienen.

Welche Fragen noch geklärt werden müssen, um die oben angerissenen Probleme gezielt angehen zu können, soll im folgenden noch kurz skizziert werden. Für alle Erörterungen zoogeographischer und phylogenetischer Aspekte ist der Nachweis der Monophylie der behandelten Taxa Voraussetzung. Dieser wurde von SHIROZU & SHIMA (1979) für die Gattung *Ypthima* erbracht. Offen ist diese Frage allerdings für die Gattung *Strabena*. Ebenfalls nicht geklärt ist die Frage der rezenten Verbreitung der einzelnen *Strabena*-Arten. Beide Fragenkomplexe werden in näherer Zukunft sicherlich nicht geklärt werden können.

Danksagung
Frau S. WENZEL-UNGER (Mettmann) danke ich für die Anfertigung der Falter-Abbildungen.

Literatur

CAIN, A. J. (1969): Speciation in tropical environments: summing up. – Biol. J. Linn. Soc. **1**: 233–236.
D'ABRERA, B. (1980): Butterflies of the afrotropical region. – Melbourne.
GREEN, E. E. (1910): Life-history of a common Ceylon butterfly. – Spolia zeylan. **7**: 51–53.

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at

HENNIG, W. (1982): Phylogenetische Systematik (Pareys Studientexte **34**). – Berlin, Hamburg (Parey).

HESSELBARTH, G. (1983): Beitrag zur Biologie von *Ypthima asterope* KLUG (Lepidoptera: Satyridae). – Nachr. ent. Ver. Apollo, Frankfurt, N.F. **4**: 7–14.

ILLIES, J. (1971): Einführung in die Tiergeographie. – Stuttgart.

JOHNSTON, G., & B. JOHNSTON (1980): This is Hong Kong: Butterflies. – Hongkong.

LEWONTIN, R. C. (1978): Adaptation. – Scientif. Am. **239**: 212–230.

LORKOVIC, Z. (1953): Spezifische, semispezifische und rassische Differenzierung bei *Erebia tyndarus* ESP. – Trav. Inst. Biol. exp. Acad. Yougosl. **10**: 163–224.

MARTIN, L. (1895): Verzeichnis der in Nordost-Sumatra gefangenen Rhopaloceren. – Dtsch. Ent. Z. Iris, Dresden, **8**: 229–264.

MAYR, E. (1957 a): Species concepts and definitions. – Publ. Am. Assoc. Adv. Sci. **50**: 1–22.

– – – (1957 b): Difficulties and importance of the biological species concept. – Publ. Am. Assoc. Adv. Sci. **50**: 371–388.

– – – (1984): Die Entwicklung der biologischen Gedankenwelt. Vielfalt, Evolution und Vererbung. – Berlin, Heidelberg, New York, Tokio (Springer).

MILLER, L. D. (1968): The higher classification, phylogeny and zoogeography of the Satyridae (Lepidoptera). – Mem. Am. ent. Soc. **24**: 1–174.

OBERTHÜR, C. (1916): Observations sur une centurie d'especes de Lépidopteres Rhopaloceres malgaches. – Etudes Lép. comp., Rennes, **11**: 177–233.

PAULIAN, R. (1951): Etudes sur les Lépidopteres malgaches, II. Nouveaux Satyrides (1). – Mém. Inst. Sci. Madagascar **(A) 6**: 387–394.

PIEPERS, M. C., & P. C. T SNELLEN (1913): The Rhopalocera of Java, Vol. **3**, Danaidae, Satyridae, Ragadidae, Elymniadae. – Den Haag.

ROOS, P. H. (1986): *Ypthima pandocus* MOORE, 1857: Präimaginale Merkmale und ihre phylogenetische Bedeutung (Satyrinae, Ypthimini). – Nota lepid. **9**: 236–248.

– – – (im Druck): Präimaginalmorphologie von *Strabena tamatavae* (BOISDUVAL, 1833) (Satyridae, Satyrinae, Ypthimini). – Mitt. Münch. Ent. Ges.

SCHWANWITSCH, B. N. (1935): Evolution of the wing-pattern in palaearctic Satyridae, III. *Pararge* and five other genera. – Acta Zool. **16**: 143–281.

SHIROZU, T., & H. SHIMA (1979): On the natural groups and their phylogenetic relationship of the genus *Ypthima* HÜBNER mainly from Asia (Lepidoptera: Satyridae). – Sieboldia (Acta Biol.) **4**: 231–295.

WARREN, B. C. S. (1936): Monograph of the genus *Erebia*. – London.

ZWÖLFER, H., & G. L. BUSH (1984): Sympatrische und parapatrische Artbildung. – Z. zool. Syst. Evolut.-Forschg. **22**: 211–233.

Anschrift des Verfassers:

Dr. PETER H. ROOS, Alte Poststraße 83, D-4322 Sprockhövel 1